

Chapitre 4

Les plantes de services pour la régulation des agents pathogènes aériens

Christophe Le May, Frédéric Suffert

Les maladies aériennes des plantes cultivées sont provoquées par de multiples micro-organismes (bactéries, champignons, oomycètes, virus...). La plupart des cultures subissent les dégâts de plusieurs agents pathogènes, regroupés sous le terme de « cortège parasitaire ». Tous les organes aériens et souterrains des plantes peuvent être affectés, avec une grande variété de symptômes et de dégâts. Leur impact est majeur en agriculture où ils réduisent fortement les rendements et la qualité des produits agricoles. Dans ce chapitre, il est question des maladies foliaires, les maladies telluriques étant traitées par ailleurs (chapitre 5). Les virus sont le plus souvent transmis par des insectes vecteurs, et des stratégies spécifiques mobilisant des plantes de services sont développées pour limiter les populations de ces vecteurs, l'interaction entre la plante cultivée et le vecteur ou l'interaction entre le vecteur et le virus. Ces stratégies sont décrites dans la partie sur les ravageurs aériens (figure 4.1 et encadré 3.1).

La vulnérabilité de certaines cultures vis-à-vis des maladies foliaires est favorisée par une simplification excessive des agroécosystèmes (Avelino *et al.*, 2012). L'implantation de couverts interspécifiques dans le cas des cultures annuelles et le développement de l'agroforesterie dans le cas des cultures pérennes sont les principales modifications systémiques permettant de réduire leur vulnérabilité aux agents pathogènes. L'introduction de plantes de services peut faire émerger des processus de régulation des maladies foliaires ne s'exprimant pas sous couverts monospécifiques (Malézieux *et al.*, 2009; Ratnadass *et al.*, 2021). Ces processus sont assez bien décrits dans le cas des cultures associées (mélanges de deux espèces végétales récoltées) et des associations variétales (mélanges de deux variétés d'une même espèce végétale). Ils peuvent être modulés par l'action des leviers directs, permettant de réduire la pression parasitaire (réduction des sources d'inoculum) et indirects permettant de réduire la réceptivité de l'hôte et de son environnement (figure 4.1 et Van Bruggen et Finck, 2016).

► Effets directs des plantes de services sur l'exposition à l'inoculum au sein de couverts hétérogènes

Pour réduire la pression parasitaire initiale, il est nécessaire de mettre en place des pratiques visant à limiter la dispersion de l'auto-inoculum* (déjà présent dans la parcelle) et de l'allo-inoculum* (d'origine extérieure) par le vent ou par la pluie (dispersion

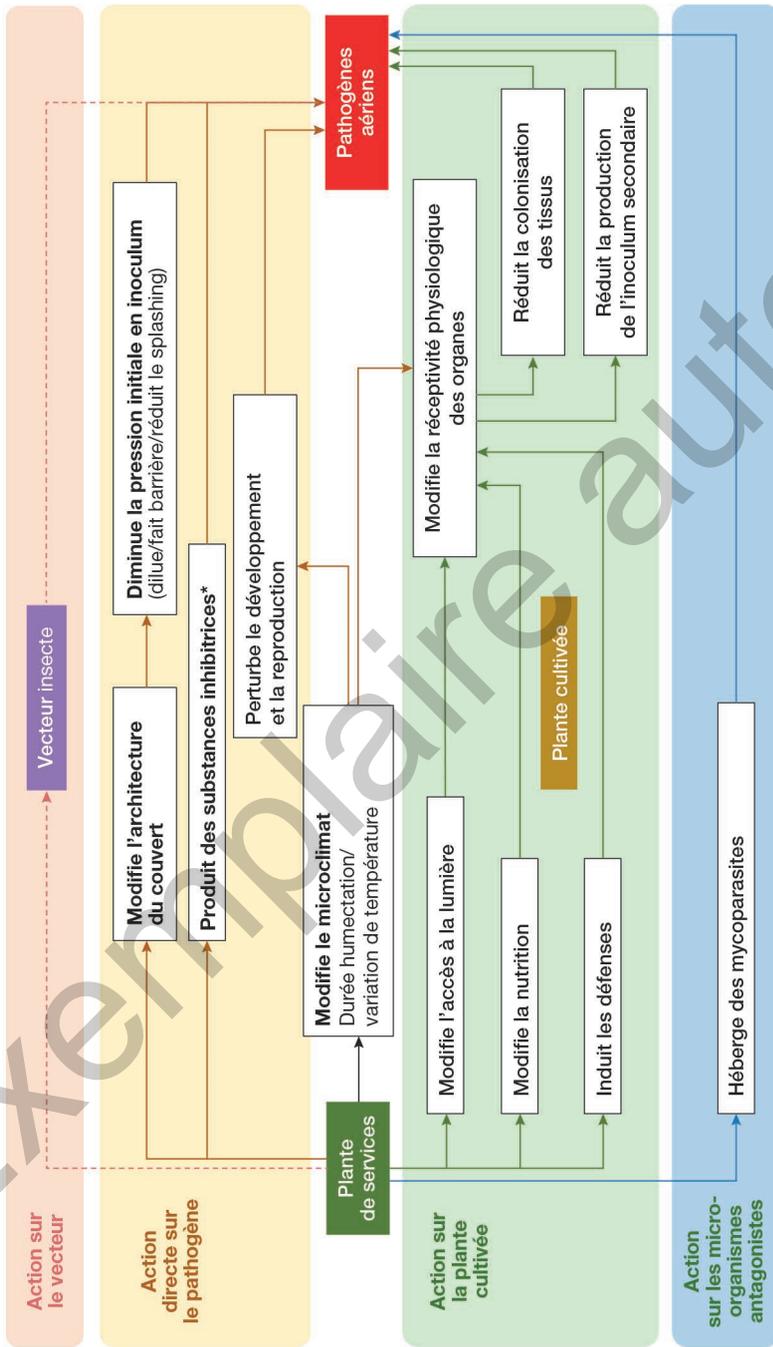


Figure 4.1. Schéma conceptuel représentant les effets directs et indirects des plantes de services vis-à-vis des agents pathogènes aériens responsables des maladies foliaires.

* Mécanisme récemment mis en évidence et très peu documenté.

par éclaboussures ou *splashing*). L'auto-inoculum peut se présenter sous différentes formes : structures de survie présentes dans ou à la surface du sol (chlamydospores, sclérotés et mycélium de champignons) parfois remontées en surface par les actions de travail du sol, débris de culture de la saison précédente, repousses hôtes de l'agent pathogène, voire adventices pouvant être des hôtes secondaires (notamment de phyto-virus). Pour limiter la disponibilité et la dispersion de cet inoculum, il est possible de mettre en place des couverts de plantes gélives recouvrant le sol avant le développement de la culture de rente. L'allo-inoculum peut avoir pour origine des plantes cultivées dans d'autres parcelles mais aussi des plantes hôtes secondaires situées dans les compartiments sauvages de l'agroécosystème.

L'hypothèse de concentration des ressources (Root, 1973) considère que le mélange de plusieurs espèces végétales hôtes et non-hôtes donne lieu à une « dilution » des individus sensibles au sein de la couverture végétale, limitant alors le développement de la population pathogène. Une augmentation de la proportion de plantes non-hôtes dans un mélange renforce cet effet (Malézieux *et al.*, 2009). La variation de la disponibilité en plantes hôtes génère différents mécanismes, qui, individuellement ou en combinaison, contribuent à diminuer la pression parasitaire sur la culture de rente. Parmi les mécanismes impliqués, on peut citer : 1) la dilution de l'inoculum, 2) l'effet barrière à la dispersion de l'inoculum, et 3) la prémunition ou induction des défenses des plantes.

Principe

Les plantes de services diminuent la pression initiale en inoculum grâce à un effet de dilution

La quantité d'inoculum (primaire et secondaire) au contact d'une culture de rente est déterminant des dynamiques épidémiques des agents pathogènes. Elle conditionne la précocité et la vitesse de développement d'une épidémie. L'intensité d'une attaque est déterminée par les proportions d'inoculum impliqué dans les auto-infections* (propagation de spores sur la même plante) ou des allo-infections* (propagation de spores sur d'autres plantes, à l'intérieur d'un même couvert végétal mais aussi entre parcelles). L'utilisation de plantes de services, en introduisant une certaine hétérogénéité dans les couverts (création de microhabitats aux propriétés physiques et physiologiques différenciées) et en accroissant la distance moyenne entre deux plantes hôtes, permet de réduire la quantité d'inoculum à laquelle sont exposées les autres plantes grâce à un effet de dilution (Mundt et Léonard, 1986). Ngugi *et al.* (2001) ont ainsi montré que la progression de maladies telles que l'antracnose provoquée par *Colletotrichum sublineolum* et la brûlure foliaire provoquée par *Exserohilum turcicum* est réduite dans des parcelles de sorgho cultivé en mélanges de variétés plus ou moins sensibles ou avec des maïs non-hôtes. L'intensité de l'effet de dilution varie selon le mode de dispersion de l'agent pathogène.

Les plantes de services limitent la dispersion de l'inoculum grâce à un effet barrière

La dispersion éolienne de l'inoculum des agents pathogènes foliaires, bien qu'intervenant sur de grandes distances, peut être perturbée par des barrières physiques à l'échelle intra-parcellaire (Ratnadass *et al.*, 2021). En modifiant la structure du peuplement,

l'architecture et le microclimat du couvert, les plantes de services modifient l'accès aux plantes cultivées pour cet inoculum (Malézieux *et al.*, 2009). Les plantes de services cultivées en associations ou en bandes limitent ainsi la dispersion de l'inoculum par le vent et la pluie. Cette limitation résulte soit d'un effet barrière physique, soit d'une modification indirecte des propriétés du vent (niveau de turbulence) ou de la pluie (taille et énergie cinétique des gouttes). Des travaux réalisés en conditions contrôlées, et simulant différents niveaux d'intensité de pluie, ont montré un effet de l'intensité de la pluie sur les capacités de dispersion des spores (Madden, 1996). Le sorgho (*Sorghum bicolor* var. *sudanensis*) utilisé comme plante de couverture permet ainsi une réduction de la dispersion des conidies de *Colletotrichum acutatum*, champignon responsable de l'antracnose du fraisier. Cependant, dans l'étude de Ntahimpera *et al.* (1998), l'effet du couvert est apparu comme étant indépendant de l'intensité de la pluie. Un couvert de plants de sorgho de haute taille à forte densité a même accentué la dispersion des spores, du fait d'un taux d'éclaboussures sur le sol plus élevé des gouttes tombant des plants de sorgho de grande taille.

Les plantes de services perturbent le développement des agents pathogène grâce à la modification du microclimat

Le développement des maladies foliaires est fortement influencé par les conditions climatiques réellement éprouvées par les agents pathogènes et la plante, et donc le microclimat d'un couvert, tant à la surface du sol que dans le sol (température, humidité, vent, lumière, pH, composition et structure du sol) (Agrios, 2005). Ces facteurs affectent le développement de la maladie par leur influence sur la croissance et la réceptivité des tissus hôtes, sur la multiplication de l'agent pathogène et sur les interactions hôte-pathogène. L'ensemble de ces interactions détermine la sévérité de la maladie (Fitt *et al.*, 2006).

Principaux traits des plantes de services impliqués dans l'exposition à l'inoculum

Les traits des plantes qui permettent de réduire l'efficacité d'infection de l'inoculum sont, tout d'abord sur le plan chimique, leur capacité à produire des substances inhibitrices (métabolites spécialisés, exsudats, volatils ou non) dans les racines et/ou les parties aériennes, vivantes ou en décomposition (encart 1). Sur le plan de la spécificité vis-à-vis de certains hôtes, certaines plantes sont plus ou moins sensibles (on distingue les non-hôtes, les mauvais hôtes, et les hôtes totalement sensibles). Certains des traits chimiques ou morphologiques interviennent également dans cette spécificité vis-à-vis des maladies foliaires.

Sur le plan morphologique, une partie aérienne très développée chez la plante de services, notamment sa hauteur (Ntahimpera *et al.*, 1998), peut, selon son architecture, constituer une barrière physique qui réduit significativement la pression d'inoculum. Cela peut aller jusqu'à une modification du microclimat, le rendant moins favorable au développement des maladies. Ainsi un couvert de sorgho *S. bicolor* de petite taille limite mieux la dispersion des conidies de *C. acutatum* en limitant l'éclaboussement lors de fortes pluies. Enfin la vitesse de croissance de la plante est souvent un trait important. Un développement rapide accentue son effet barrière, à condition qu'elle n'entre pas en compétition avec le développement de la plante de culture (chapitre 8).

Les plantes gélives comme le trèfle sont ainsi d'autant plus efficaces pour limiter la dispersion d'inoculum présent sur des résidus qu'elles couvrent rapidement le sol (Bruggen et Finck, 2016).

Techniques culturales et facteurs environnementaux impliqués

Certaines pratiques culturales influencent fortement l'efficacité des processus de régulation des agents pathogènes aériens par les plantes de services. Tout d'abord, le choix de l'espèce et de la variété cultivée conditionne cette efficacité (chapitre 10). Parmi les traits à considérer, on peut mentionner la vitesse de développement, les besoins nutritifs, la capacité de tallage* et de ramification, la hauteur de la plante et la taille des entre-nœuds, et enfin la densité de feuillage (mesurée au moyen de l'indice de surface foliaire) et la distribution des surfaces foliaires selon les nœuds.

Ensuite, le mode d'insertion au champ (chapitre 11) et la composition d'un mélange sont déterminants. Lors de l'introduction de plantes de services, il faut tenir compte de quatre éléments : leur disposition spatiale, la densité de leur peuplement, leur date de maturité et leur architecture. Pour lutter contre les maladies foliaires, les modes d'insertion à privilégier sont l'association entre les rangs ou au sein du rang. Dans le cas des associations interspécifiques, les modes d'insertion à privilégier sont le mélange aléatoire des deux espèces, avec parfois un déséquilibre dans le ratio (davantage de culture de rente) ou une alternance de rang pour chacune des espèces. Ngugi *et al.* (2001) ont montré qu'une insertion intra-rang de la plante de services est plus efficace qu'une insertion inter-rang pour réduire le développement de la maladie. La densité des semis est également à raisonner en tenant compte des modifications du microclimat dans le couvert.

Enfin, la fertilisation et l'irrigation sont à considérer avec précaution car elles peuvent conduire à des modifications de dynamique de peuplement végétal préjudiciables, voire accroître la compétition avec la culture de rente (chapitre 8). En effet, si l'apport d'eau ou de fertilisant n'est pas correctement raisonné, il peut y avoir un développement accru du peuplement végétal, alors plus dense et donc plus propice à l'installation d'un microclimat favorable au développement de certaines maladies. Ce développement accru du peuplement peut également conduire à une augmentation des contacts entre feuilles et un accroissement des contaminations.

Éléments de preuve au champ de l'efficacité directe des associations interspécifiques

L'effet de dilution a été bien mis en évidence dans des essais impliquant des mélanges variétaux et des cultures associées, mais rarement avec des plantes de services non récoltées. Les preuves de leur efficacité semblent néanmoins généralisables. Mundt et Léonard (1986) ont par exemple montré une réduction de plus de moitié du nombre de pustules de rouille *Puccinia sorghi* sur les plantes de génotypes sensibles de maïs *Zea mays* en mélange avec des génotypes résistants, comparativement à des cultures pures de génotypes sensibles.

L'effet barrière qui s'exprime dans les cultures associées est déterminant pour la régulation des épidémies liées à des maladies polycycliques dont la dynamique précoce peut être exponentielle. Mitchell *et al.* (2002) ont observé, en réduisant la densité des hôtes grâce à l'augmentation de la richesse en espèces d'une prairie, une

réduction importante de la sévérité des maladies foliaires. La réduction des attaques de *Alternaria solani* sur tomate par l'insertion d'une culture intercalaire de rose d'Inde (*T. erecta*) ou d'amarante (*Amaranthus hypochondriacus*) a été partiellement attribuée à un effet barrière (Gomez-Rodriguez *et al.*, 2003). Kumar *et al.* (2004) ont également expliqué la diminution des maladies foliaires de la tomate (causées par *A. solani* mais aussi *Septoria lycopersici*) dans un paillis de résidus de vesce velue (*Vicia villosa*) par une réduction des éclaboussures. L'effet barrière a largement été décrit sur la septoriose du blé causée par *Zymoseptoria tritici* dans le cas des associations blé-pois ou blé-trèfle : en agissant comme un « tamis », le sous-couvert de trèfle entrave partiellement la dispersion verticale des spores. De la même manière, il a été montré qu'une couverture de sorgho du Soudan (*S. bicolor* var. *sudanensis*) pouvait réduire la dispersion par éclaboussures des spores de *C. acutatum* sur fraisier en système de cultures associées (Mills *et al.*, 2002).

► Effets indirects des plantes de services sur le développement des maladies foliaires

Les plantes de services peuvent agir indirectement sur les agents pathogènes en modifiant la réceptivité et/ou l'immunité de la plante hôte face à la maladie ou en favorisant des organismes parasitant les agents pathogènes.

Principes

Les plantes de services agissent sur la réceptivité des plantes cultivées aux maladies foliaires

Pour réduire la réceptivité de la plante hôte, la diversification intra-parcellaire doit permettre l'expression de différents mécanismes de régulation épidémiologique (Ratnadass *et al.*, 2021) qui induisent une modification de l'immunité ou la résistance physiologique des plantes de rente, éventuellement accentués par des effets physiques architecturaux directs et indirects. Les interactions plante-plante sont plus complexes dans les peuplements diversifiés : elles induisent des effets de remplacement, de facilitation et de complémentarité de niche, mais peuvent aussi conduire à de la compétition pour les ressources (eau et minéraux) et la lumière (chapitre 7), modifiant alors la réceptivité de ces plantes aux agents pathogènes (Al-Naimi *et al.*, 2005 ; Newton, 2016). Ces effets sont toutefois mal connus et non généralisables. Selon Chaboussou (2004), la sensibilité à certaines maladies aggravées par des excès d'azote pourrait être liée à des teneurs élevées en acides aminés dans les tissus végétaux et en sucres réducteurs, qui faciliteraient le développement des agents pathogènes comme *Pyricularia oryzae* pathogène du riz. Il existe un paradoxe entre l'absorption améliorée de l'azote dans les cultures intercalaires et la réduction de l'intensité des maladies. En effet, si, pour la plupart des agents pathogènes obligatoires dits « biotrophes », l'azote augmente la sensibilité des plantes, dans des blés cultivés avec de la féverole cela peut conduire à une réduction des attaques d'oïdium (Zhu et Morel, 2019). Cette augmentation de la sensibilité aux agents pathogènes biotrophes pourrait également être associée à un indice de verdure plus important, se traduisant par une couleur de feuille plus verte augmentant la réflectance spectrale* des plantes de blé et leur réceptivité vis-à-vis des agents pathogènes biotrophes (Maywald *et al.*, 2023).

Dans les systèmes complexes et hétérogènes, l'interception du rayonnement par chaque espèce végétale constitue un facteur de compétition qui peut conduire à des changements de l'état physiologique d'une autre espèce et donc de sa réceptivité vis-à-vis des agents pathogènes foliaires. En raison de l'hétérogénéité spatiale du couvert, variable au cours de la saison culturale, l'énergie lumineuse est avant tout disponible pour l'espèce dominante. La compétition pour la lumière modulant la réceptivité d'une culture de rente dépend donc de l'indice foliaire (surface de feuilles par unité de surface de sol), de la hauteur relative des plantes, de la dynamique de croissance de chacune des espèces associées, mais aussi de leur architecture et de leur hauteur par rapport à celle de la plante de services (Corre-Hellou *et al.*, 2014). L'effet sur la réceptivité résultant de ces différents facteurs en interaction est mal connu. En réponse à la limitation de l'accès à la lumière dans les situations de cultures intercalaires, une régulation par le rapport entre la lumière rouge et la lumière rouge lointaine perçue peut se mettre en place (Zhu *et al.*, 2014). Cette régulation module l'expression de gènes de défense des plantes vis-à-vis de plusieurs agents pathogènes, sans pour autant que le sens de ces effets (positifs ou négatifs) soit connu (Zhu et Morel, 2019).

Enfin, la diversification des cultures dans les systèmes annuels ou agroforestiers pérennes peut agir sur la réceptivité des plantes cultivées par une modification du microclimat, quoique dans un sens et une intensité difficilement prévisible (Corre-Hellou *et al.*, 2014). Les plantes de services associées à des cultures de rente peuvent en effet augmenter ou réduire la durée d'humectation des feuilles et ainsi favoriser ou limiter le développement des épidémies du fait de la modification des propriétés d'un couvert hétérogène (densité de plante, agencement spatial des organes, distribution de la surface foliaire) (Schoeny *et al.*, 2007). Des modifications similaires de la température des organes de la plante, notamment du différentiel de température entre le jour et la nuit, peuvent moduler les dynamiques épidémiques souvent corrélées à la somme des températures journalières moyennes (Richard *et al.*, 2012).

Les plantes de services peuvent induire des mécanismes de défense chez des plantes cultivées

Par la compétition pour des ressources comme la lumière ou les nutriments, ou du fait des composés organiques volatils ou solubles, libérés dans l'air, à la surface du sol ou dans la terre (cf. encart 1), les plantes de services peuvent modifier indirectement l'expression du système immunitaire des plantes cultivées voisines ou inhiber directement le développement des agents pathogènes pendant leur phase non infectieuse. Il s'agit de l'effet *priming* (Zhu et Morel, 2019) par lequel la plante de services qui libère des composés est dite « plante signal » : elle émet un signal associé à la présence d'un danger, ici une attaque, perçue par la plante cultivée. La résistance induite par les espèces non-hôtes a été démontrée pour différents agents pathogènes dans le contexte de cultures intercalaires (Ding *et al.*, 2015; Sukegawa *et al.*, 2018).

Impact des plantes de services sur le développement de micro-organismes biorégulateurs

Les plantes de services peuvent héberger des micro-organismes impliqués dans la régulation de populations d'agents pathogènes, notamment de mycoparasites (hyperparasites d'agents pathogènes fongiques), qui font partie intégrante des

systèmes hôte-pathogène complexes (Falk *et al.*, 1995 ; Sundheim, 1982 ; Parratt et Laine, 2016). Pour que la plante de services ait un effet positif significatif, il faut qu'elle soit infectée par un agent pathogène spécifique, que la population de mycoparasites se soit suffisamment développée à ses dépens et ait augmenté assez rapidement pour ralentir le développement de l'agent pathogène présent sur la plante cultivée, lui-même sensible à ce mycoparasite. Dans les vignobles français, l'inoculation d'*Ampelomyces quisqualis*, champignon parasite d'une large gamme d'oïdiums (Kiss *et al.*, 2004), a été testée sur du trèfle rouge utilisé comme plante de services dans les inter-rangs afin de contrôler l'oïdium de la vigne causé par *Erysiphe necator* (David Lafond, IFV Val-de-Loire, com. pers.). À notre connaissance, cet essai a été peu concluant et aucun autre cas similaire concernant les maladies foliaires n'est documenté, même si on peut mentionner le potentiel que présente *Eudarluca caricis* (Kranz et Brendenburger, 1981 ; Kajamuhan *et al.*, 2015), un champignon parasite de très nombreuses espèces de rouilles. Des recherches sont encore nécessaires pour caractériser ce type d'effets indirects considérés aujourd'hui comme théoriques sans démonstration effective.

Les traits des plantes de services impliqués

Les traits qui modulent la compétition interspécifique pour la lumière et donc indirectement la réceptivité de la plante à l'infection sont principalement d'ordre morphologique. La partie aérienne des plantes de services peut constituer une barrière physique qui réduit significativement la pénétration du rayonnement solaire, conduisant dans certains cas à une accélération des processus de sénescence et à une augmentation de la sensibilité à certaines maladies. En modifiant la densité du chevelu racinaire et de la capacité de colonisation des strates horizontales et verticales du sol, les plantes de services peuvent aussi modifier l'acquisition des ressources en eau et minéraux et influencer la sensibilité de la culture de rente (Richard *et al.*, 2012).

Concernant les « plantes de signal », les composés volatils ou solubles, émis par la plante de services, sont responsables de la modification de l'expression du système immunitaire des plantes cultivées. Ce signal est le même quelle que soit la cible, agents pathogènes ou ravageurs herbivores (chapitre 3). Ces composés commencent seulement à être identifiés au cas par cas (Sukagewa *et al.*, 2018).

Les techniques culturales ou facteurs environnementaux impliqués

Les effets bénéfiques associés à l'introduction de plantes de services pour limiter le développement des maladies foliaires dépendent des techniques culturales qui leur sont associées. Les pratiques ayant un effet sur la compétition des plantes de services et la réceptivité des plantes cultivées associées sont similaires à celles décrites dans la partie 1.3. Introduire des plantes de services dans les systèmes de culture pour agir, grâce à la modification du microclimat, sur la dynamique épidémique nécessite de prendre en compte différents aspects de l'itinéraire technique. En pratique, cela s'avère difficile car il n'est pas aisé de connaître leur influence réelle sur le microclimat, qui dépend de nombreux paramètres souvent non pilotables. Les principales pratiques qui impactent les plantes de services sont : le génotype ; le mode d'insertion au champ et la nature de la plante de services (plante annuelle ou plante pérenne) ; la densité de semis ; la fertilisation et l'irrigation.

Les éléments de preuve au champ des effets indirects des plantes de services sur les maladies foliaires

La vesce velue (*Vicia villosa*) est une plante de couverture utilisée par de nombreux producteurs de légumes et de grandes cultures comme source d'azote et comme barrière contre les adventices en système de semis direct. Différents travaux ont montré qu'un paillis de vesce en production de tomates permettait d'augmenter les rendements (Abdul-Baki *et al.*, 2002) et de réduire les dégâts de mildiou (*Alternaria solani*) et septoriose (*Septoria lycopersici*) (Kumar *et al.*, 2004). Outre la réduction de la disponibilité de l'inoculum sous paillis, le mécanisme pourrait également avoir une base moléculaire : des analyses complémentaires ont en effet révélé que les gènes associés à la photosynthèse, à la sénescence des plantes et à la défense des plantes contre les agents pathogènes étaient plus longuement exprimés dans les tomates cultivées sur paillis (Kumar *et al.*, 2004).

L'induction de résistance chez la plante de rente dans les cultures intercalaires a été mise en évidence dans quelques cas sur le terrain. Dans le cas d'une association entre le poivron et le maïs, Ding *et al.* (2015) ont suggéré que les exsudats racinaires de poivrons sains conduisent à la réduction des attaques du maïs par *Bipolaris maydis*. Plus précisément, en s'intéressant à l'expression des gènes de défense liés au système immunitaire des plantes, les auteurs ont montré que ces exsudats activaient l'expression des gènes AOS (Allene Oxide Synthase) et AOC (Allene Oxide Cyclase) qui jouent un rôle dans la biosynthèse de l'acide jasmonique, molécule elle-même impliquée dans la défense contre les agents pathogènes nécrotrophes (Campos *et al.*, 2014). L'induction des gènes impliqués dans la biosynthèse du DIMBOA, un antibiotique benzoxazinoïde faisant partie du système de défense chimique des graminées et possédant des propriétés inhibitrices de croissance contre les bactéries et champignons, a également été constatée dans les plants de maïs prétraités avec des exsudats de poivron (Zhu et Morel, 2019).

Richard *et al.* (2012) ont mis en évidence une augmentation de la réceptivité du pois à l'ascochytose provoquée par *Didymella pinodes* du fait d'une modification de l'architecture des couverts et de la pénétration de la lumière. Cette modification, dépendante des traits architecturaux des variétés, accélère la sénescence de certains organes (stipules et gousses) et conduit à la diminution du taux de pisatine, une phytoalexine de la voie des pentoses phosphates impliquée dans la résistance de la plante aux maladies. Une culture intercalaire de roses d'Inde (*T. erecta*) associée à la tomate a réduit la durée de la période de forte humidité (95 % d'humidité relative) créant des conditions défavorables au développement du champignon *A. solani* pathogène de la tomate (Gomez-Rodriguez *et al.*, 2003). Une réduction des attaques de *Didymella pinodes* sur gousses et tiges du pois dans des associations pois-céréale a aussi pu être partiellement expliquée par l'effet combiné d'une modification du microclimat à l'intérieur du couvert, en particulier une diminution de la durée d'humectation des organes sensibles. Un effet analogue a été constaté en culture associée féverole-céréale (orge, avoine, blé ou triticale) sur la réduction de la sévérité du botrytis (*Botrytis fabae*) sur féverole (Fernandez-Aparicio *et al.*, 2011). Dans certains systèmes agroforestiers, ce même type d'effet est assez fréquent (encadré 4.1). Dans les cultures de café (*Coffea arabica*), les changements microclimatiques induits par l'ombrage des arbres de services ont un impact sur le développement de plusieurs agents pathogènes.

L'implantation d'arbres a réduit de cette façon le développement du champignon *Mycena citricolor* au Costa Rica, de *Colletotrichum kahawae* au Cameroun, et de *Cercospora coffeicola* en Amérique centrale (Staver *et al.*, 2001). Des effets antagonistes peuvent toutefois être observés : alors que la pourriture des gousses causée par des *Phytophthora* est accrue par des niveaux intermédiaires d'ombrage (Beer *et al.*, 1997), le chancre de la tige causé par ces mêmes champignons peut être favorisé par des expositions de plein soleil en raison du stress hydrique (Ratnadass *et al.*, 2021). Si le microclimat affecte directement le développement et la dispersion des agents pathogènes foliaires, il a également des effets sur la physiologie de l'hôte. L'ombrage généré par des arbres de services peut conditionner la production de fleurs et le rendement des caféiers, ce qui a pour effet de moduler la réceptivité des feuilles à la rouille causée par *Hemileia vastatrix* (Avelino *et al.*, 2006). Dans les vignobles, une culture intercalaire (par exemple un couvert herbacé) peut aussi permettre de prévenir un développement végétatif excessif de la vigne et d'augmenter l'évapotranspiration, réduisant ainsi le développement de certains agents pathogènes fongiques (Guilpart *et al.*, 2017 ; Valdés-Gómez *et al.*, 2011 ; Garcia *et al.*, 2018 ; Ratnadass *et al.*, 2021).

►► Trouver des compromis pour limiter les antagonismes

Les plantes sont en contact avec une grande diversité de micro-organismes, dont certains sont des agents pathogènes partageant un ou plusieurs microhabitats (Fitt *et al.*, 2006 ; Lopez-Villavicencio *et al.*, 2007 ; Tollenaere *et al.*, 2016). Leur coexistence sous forme de complexe parasitaire et la différenciation de niches écologiques induite par l'hétérogénéité de couverts dans lesquels une plante de services est introduite ont pour origine différents types de séparation : 1) une séparation spatiale entre tissus/organes différents occupés chacun par un ou plusieurs agents pathogènes au sein de la même plante hôte, 2) une séparation temporelle pouvant induire une succession d'espèces pathogènes au cours d'une même saison, et 3) une séparation dans l'utilisation des ressources, ayant pour origine la capacité des différentes espèces à coloniser les tissus végétaux vivants ou morts (Amarasekare, 2003).

Comprendre la façon dont les équilibres parasitaires évoluent dans les couverts hétérogènes est un enjeu de recherche crucial pour évaluer l'efficacité de systèmes intégrant des plantes de services. Ceci est d'autant plus prégnant que la littérature scientifique fait état d'effets antagonistes, notamment dans la régulation des maladies foliaires liées à des champignons biotrophes et nécrotrophes. Des effets antagonistes sont constatés lors de la compétition pour les ressources (lumière et nutriments) entre les plantes présentes dans une parcelle, accentués par les modifications du microclimat (encadré 4.1). Dans le cas de la compétition pour la lumière, certains systèmes de culture diversifiés peuvent conduire à l'accélération des processus de sénescence, favorisant la dynamique des maladies foliaires causées par des agents pathogènes nécrotrophes. Alors que l'aération du couvert est réputée diminuer l'humidité et défavoriser les maladies, certaines études menées en systèmes agroforestiers suggèrent que les mouvements du vent peuvent conduire à des contacts plus importants entre plantes, générant des blessures et une augmentation des infections (Ratnadass *et al.*, 2021).

D'autre part, si les bénéfices de la diversification des systèmes de culture pour lutter contre les maladies aériennes sont désormais avérés (Bellouin *et al.*, 2019 ; Newton, 2016), arriver à combiner efficacement différentes espèces et variétés reste un défi, car

il existe un manque de connaissances pour conduire des couverts hétérogènes. Un même mécanisme, parce que très spécifique, peut avoir des effets antagonistes sur plusieurs agents pathogènes. Alors que la plupart des théories écologiques actuelles prédisent un meilleur contrôle des maladies et une plus grande productivité chez les couverts génétiquement diversifiés, d'autres ont longtemps suggéré l'inverse (Hamilton, 1963).

La capacité des plantes de services à réguler des maladies foliaires dépend fortement de la biologie de l'agent pathogène, de l'architecture de la plante cultivée, de son stade de développement et de sa physiologie, et bien évidemment de nombreuses variables environnementales. Dans le cas de l'induction de mécanismes de défense, le coût métabolique pour la plante susceptible de conduire à une réduction de sa productivité ne doit pas être négligé. De tels coûts peuvent être élevés quand bien même, dans le cas de maladies polycycliques, la pression parasitaire serait réduite à chaque cycle (Newton, 2016). Par ailleurs, dans l'optique de diversifier les systèmes de production à l'échelle de parcelles, il est essentiel de connaître la gamme d'hôte des agents pathogènes des cultures de rente (Gilbert et Webb, 2007). Cette connaissance est le seul moyen de sélectionner des plantes de services ne pouvant pas jouer un rôle négatif de réservoir d'inoculum (chapitre 8). Dans le cas d'associations culturales, ou d'utilisation de plantes intercalaires ou de services, la cohabitation peut également réduire la réceptivité des plantes vis-à-vis de l'agent pathogène (chapitre 2; Chaboussou, 2004) et conduire à de la compétition entre les espèces limitant l'accès aux ressources nutritives. Il est donc question de « compromis » à trouver et d'une attention particulière à apporter à la diversité des mécanismes d'interaction dont les impacts ne sont pas toujours bénéfiques. Enfin, des recherches complémentaires sur les réseaux d'interactions au sein de communautés microbiennes sont nécessaires dès lors que les plantes de services sont pensées comme « réservoir » ou « relais » d'agents de lutte biologique ou de biorégulation de maladies. Pour être efficaces, les mycoparasites doivent avoir une large gamme d'hôtes agents pathogènes, infectant à la fois la plante de services et la culture de rente sur le terrain (Thompson, 1999). Leur utilisation pourrait être limitée par une spécificité d'hôte réduite (Legler *et al.*, 2015), leur sensibilité aux fongicides utilisés dans l'agrosystème, et leur difficulté à persister à long terme. Les travaux de recherche sur le microbiote et l'holobionte* ouvrent, en tant que front de science, des perspectives particulièrement intéressantes, même si elles sont encore loin de pouvoir être appliquées.

Encadré 4.1. *Success story* en systèmes agroforestiers caféicoles: de la nécessité de considérer chaque situation de production

Frédéric Suffert

Le caféier (*Coffea* spp.) est une plante qui, à l'état sauvage, pousse sous couvert arboré. Pour rationaliser le mode de production et augmenter les rendements, les essences ligneuses « non productives » ont progressivement été retirées des parcelles, ce qui a conduit aux plantations intensives que l'on connaît aujourd'hui. Les systèmes de monoculture caféicole où les plants de caféier sont exposés au soleil, sujets à l'incidence directe de la pluie, et entourés d'individus génétiquement similaires, sont particulièrement développés dans les principaux pays producteurs de café d'Amérique du Sud et d'Asie du Sud-Est (Perfecto *et al.*, 2009).

Encadré 4.1. (suite)

Ces systèmes montrent aujourd'hui leurs limites vis-à-vis du changement climatique et en termes de gestion durable des maladies. Les systèmes agroforestiers caféicoles représentent une alternative qui a, entre autres avantages, la capacité de limiter l'impact de certaines maladies foliaires (Avelino *et al.*, 2023; Ratnadass *et al.*, 2012). Ils apparaissent globalement plus tolérants et les pertes de rendement en cas d'attaques y sont plus faibles (Cerdeira *et al.*, 2020). La culture de caféiers sous ombrage, c'est-à-dire en association avec des arbres de plus ou moins grande taille dits « de services », favorise l'expression de la quasi-totalité des mécanismes de régulation, complexes, identifiés dans ce chapitre, à savoir : 1) une dilution des plantes hôtes sensibles et des effets architecturaux sur la dispersion de l'inoculum, 2) une modification des conditions microclimatiques perturbant certaines étapes du cycle infectieux, 3) des effets allélopathiques complétés par une induction de résistance chez les plantes hôtes, et 4) la conservation de micro-organismes ayant un potentiel de biorégulation.

L'ombrage réduit significativement l'impact de *Cercospora coffeicola* (maladie des taches brunes) dans les zones caféières sèches de basse altitude en Amérique centrale (Staver *et al.*, 2001). Au Costa Rica, l'implantation d'arbres de services limite le développement de *Mycena citricolor* (tache américaine) tandis qu'au Cameroun, c'est *Colletotrichum kahawae* (anthracnose des baies) qui peut voir ses dégâts réduits (Ratnadass *et al.*, 2012). Des expérimentations *in situ* et *in vitro* ont montré que cet impact n'était pas tant dû à une réduction de la sensibilité intrinsèque du caféier qu'à une modification des conditions de dispersion et d'infection de l'agent pathogène (Mouen Bedimo *et al.*, 2008), et plus généralement à la façon dont le microclimat est affecté par la canopée hétérogène. Les arbres de plus grande taille limitent les contaminations par un effet « parapluie » (interception des gouttes de pluie impliquées dans la dispersion des propagules infectieuses). Mouen Bedimo *et al.* (2008) ont ainsi montré que leur présence au-dessus des caféiers réduisait l'incidence des attaques de *Colletotrichum kahawae* grâce à la limitation des auto- et allo-infections. Ce mécanisme a également été mis en évidence chez *Hemileia vastatrix* (rouille) dans des couverts associant les caféiers à deux espèces de Fabacées, *Erythrina poeppigiana* et *Chloroleucon eurycyclum* (Boudrot *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2023). Il peut être amplifié ou contrebalancé par les effets du vent (Ratnadass *et al.*, 2012), ce qui souligne une différenciation des effets des couverts associés en période pluvieuse et en période sèche. Si la culture sous ombrage a tendance à diminuer l'effet des attaques d'agents pathogènes comme *Colletotrichum kahawae*, *Cercospora coffeicola* et *Phoma costaricensis* (phoma), dans certaines conditions elle favorise *Hemileia vastatrix*, *Mycena citricolor*, *Fusarium xylarioides* (trachéomycose) et *Corticium koleroga* (maladie de la toile d'araignée) (Avelino *et al.*, 2011; Durand-Bessart *et al.*, 2020). Ces maladies sont en effet favorisées par l'humidité relative et la présence d'eau libre sur les feuilles, qui augmentent sous ombrage. Ces effets sont complexes à maîtriser, sachant qu'une même espèce pathogène peut voir son impact réduit ou favorisé selon les parties de la plante hôte qu'elle affecte (Beer *et al.*, 1997).

En améliorant sensiblement les caractéristiques du sol, en particulier sa fertilité (Sauvadet *et al.*, 2018), les arbres d'ombrage peuvent aussi accroître la résistance des caféiers et donc réduire les attaques de maladies. Cet effet est bien connu des caféiculteurs qui plantent de petits arbres fixateurs d'azote (par exemple *Inga* spp.) ou pratiquent une taille conduisant à « ouvrir » la canopée et à laisser les branches mortes au sol (Cerdán *et al.*, 2012) qui, en alimentant la litière, favorisent l'activité de

micro-organismes pouvant contribuer à la régulation de certains agents pathogènes (Sauvadet *et al.*, 2018; Perfecto *et al.*, 1996). Les effets de l'ombrage sur *Hemileia vastatrix*, du fait d'une modification de la physiologie et de la sensibilité de l'hôte, sont toutefois controversés : en limitant l'exposition des feuilles de caféier aux radiations, l'ombrage contribue à réduire leur réceptivité à la rouille et aide à prévenir les charges élevées de fruits favorables à la maladie; en même temps, il génère des conditions microclimatiques plus propices à la rouille, en raison de variations de température intra-journalières plus faibles et d'une humidité des feuilles plus élevée, pouvant conduire à une accélération des cycles infectieux (Ratnadass *et al.*, 2012; Lopez-Bravo *et al.*, 2012; Avelino *et al.*, 2006; Merle *et al.*, 2022).

Ces exemples illustrent les effets contradictoires que certaines conditions environnementales peuvent produire et leurs conséquences sur la gestion des maladies du caféier. La recherche de compromis, en tenant compte de la sensibilité des variétés utilisées, des conditions climatiques et des cortèges parasitaires locaux, est primordiale. Le niveau de couverture ombragée généré par la présence d'arbres de services doit notamment être pris en compte, car tant l'excès que le manque d'ombre ont des effets négatifs sur l'état sanitaire des caféiers. Considérer l'impact de chaque situation de production sur l'ensemble des processus épidémiques et des paramètres microclimatiques qui les gouvernent est indispensable pour faire des systèmes agroforestiers caféicoles une « *success story* ».

► Références bibliographiques

- Abdul-Baki AA, Stommel JR, Watada AE, Teasdale JR, Morse RD, 1996. Hairy vetch mulch favorably impacts yield of processing tomatoes. *Horticulture Science*, 31, 338-340.
- Abdul-Baki AA, Teasdale JR, Goth RW, Haynes KG, 2002. Marketable yields of fresh-market tomatoes grown in plastic and hairy vetch mulches. *Horticulture Science*, 37, 878-881.
- Agrios GN, 2005. *Plant Pathology* – 5th ed. San Diego, Academic Press.
- Al-Naimi FA, Garrett KA, Bockus WW, 2005. Competition facilitation, and niche differentiation in two foliar pathogens. *Oecologia*, 143, 449-457.
- Amarasekare P, 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6, 1109-1122.
- Avelino J, Zelaya H, Merlo A, Pineda A, Ordonez M, Savary S, 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological Modelling*, 197, 431-447.
- Avelino J, Gaglardi S, Perfecto I, Isaac ME, Liebig T, Vandermeer J, *et al.*, 2023. Tree effects on coffee leaf rust at field and landscape scales. *Plant Disease*, 107, 247-261. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-21-1804-FE>
- Avelino J, Ten Hoopen GM, DeClerck FAJ, 2011. Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the Neotropics. In: Rapidel B, DeClerck FAJ, Le Coq JF, Beer J, (eds), *Ecosystem Services from Agriculture and Agroforestry Measurement and Payment*. Earthscan Publications, London UK, 91-117.
- Bannon FJ, Cooke BM, 1998. Studies on dispersal of *Septoria tritici* pycnidiospores in wheat–clover intercrops. *Plant Pathology*, 47, 49-56.
- Barrett LG, Thrall PH, Burdon JJ, Linde CC, 2008. Life history determines genetic structure and evolutionary potential of host–parasite interactions. *Trends in Ecology Evolution*, 23, 678-685.
- Beer J, Muschler R, Kass D, Somarriba E, 1997. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*, 38, 139–164. <https://doi.org/10.1023/A:1005956528316>
- Beillouin D, Ben-Ari T, Malézieux E, Seufert V, Makowski D, 2021. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem service. *Global Change Biology*, 27 (19), 4697-4710.

- Boudreau MA, Mundt CC, 1997. Ecological approaches to diseases control. In: *Environmentally safe approaches to crop diseases control*, CRC Press 1st Edition.
- Boudrot A, Pico J, Merle I, Granados E, Vilchez S, Tixier P, *et al.*, 2016. Shade effects on the dispersal of airborne *Hemileia vastatrix* uredospores. *Phytopathology*, 106, 572-580. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-15-0058-R>
- Brooker RW, Bennet AE, Cong WF, Daniell TJ, George TS, Hallett PD, *et al.*, 2014. Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist*, 206, 107-117.
- Brooker RW, Karley AJ, Newton AC, Pakeman RJ, Schöb C, 2016. Facilitation and sustainable agriculture: a mechanistic approach to reconciling crop production and conservation. *Functional Ecology*, 30, 98-107.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, *et al.*, 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18-34.
- Campos ML, Kang JH, Howe GA, 2014. Jasmonate-triggered plant immunity. *Journal of Chemical Ecology*, 40, 657-675.
- Cerda R, Avelino J, Harvey CA, Gary C, Tixier P, Allinne C, 2020. Coffee agroforestry systems capable of reducing disease-induced yield and economic losses while providing multiple ecosystem services. *Crop Protection*, 134, 105149. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105149>
- Cerdán CR, Rebolledo MC, Soto G, Rapidel B, Sinclair FL, 2012. Local knowledge of impacts of tree cover on ecosystem services in smallholder coffee production systems. *Agricultural Systems*, 110, 119-130. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2012.03.014>
- Chaboussou F, 2004. *Healthy crops: a new agricultural revolution*. Carpenter Charnley.
- Cheng F, Cheng Z, 2015. Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01020>
- Corre-Hellou G, Baranger A, Bedoussac L, Cassagne N, Cannavacciuolo M, Joelle J, Pelzer E, Piva G, 2014. Interactions entre facteurs biotiques et fonctionnement des associations végétales. *Innovations Agronomiques* 40, 25-42.
- Ding X, Yang M, Huang H, Chan Y, He X, Li C, Zhu Y, Zhu S, 2015. Priming maize resistance by its neighbours: activating 1,4-benzoxazine-3-ones synthesis and defense gene expression to alleviate leaf disease. *Frontiers in Plant Sciences*, 6, 830.
- Dordas C, 2008. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agronomy Sustainable Development*, 28, 33-46.
- Durand-Bessart C, Tixier P, Quinteros A, Andreotti F, Rapidel B, Tauvel C, Allinne C, 2020. Analysis of interactions amongst shade trees, coffee foliar diseases and coffee yield in multistrata agroforestry systems. *Crop Protection*, 133, 105137. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105137>
- Fernandez-Aparicio M, Amri M, Kharrat M, Rubiales D, 2011. Effect of crop mixtures on chocolate spot development on faba bean grown in Mediterranean climates. *Crop Protection*, 30, 1015-1023.
- Frey P, Pinon J, 2004. La rouille du peuplier : un pathosystème modèle. *Biofutur*, 247, 28-32.
- Fitt BDL, Huang YJ, van den Bosch F, West JS, 2006. Coexistence of related pathogen species on arable crops in space and time. *Annual Review of Phytopathology*, 44, 163-182.
- García L, Célette F, Gary C, Ripoché A, Valdés-Gomez H, Metay A, 2018. Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: a review. *Agricultural, Ecosystems and Environment*, 251 (1), 158-170.
- Gilbert GS, Webb CO, 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *PNAS*, 104 (12), 4979-4983.
- Gniazdowska A, Bogatek R, 2005. Allelopathic interactions between plants. Multisite action of allelochemicals. *Acta Physiological Plant*, 27, 395-407.
- Gomez-Rodriguez O, Zavaleta-Mejia E, Gonzalez-Hernandez VA, Livera-Munoz M, Cardenas-Soriano E, 2003. Allelopathy and microclimatic modification of intercropping with marigold on tomato early blight disease development. *Field Crops Research*, 83, 27-34.

- Guilpart N, Roux S, Gary C, Metay A, 2017. The trade-off between grape yield and grapevine susceptibility to powdery mildew and grey mould depends on inter-annual variations in water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, (234-235), 203-211. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.12.023>
- Hajjar R, Jarvis D, Gemmill-Herren B, 2008. The utility of crop genetic diversity in maintaining ecosystem service. *Agriculture Ecosystems Environment*, 123 (4), 261-270.
- Hamilton WD, 1963. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 97, 354-356.
- Kumar V, Mills DJ, Anderson JD, Mattoo AK, 2004. An alternative agriculture system is defined by a distinct expression profile of select gene transcripts and proteins. *PNAS*, 101, 10535-10540.
- Li K, Hajian-Forooshani Z, Vandermeer J, Perfecto I, 2023. Coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) is spread by rain splash from infected leaf litter in a semi-controlled experiment. *J Plant Pathol*, 105, 667–672. <https://doi.org/10.1007/s42161-023-01404-2>
- Li L, Tilman D, Lambers H, Zhang FS, 2014. Plant diversity and overyielding: insights from below-ground facilitation of intercropping in agriculture. *New Phytologist*, 203, 63-69.
- López-Bravo DE, Virginio-Filho E de M, Avelino J, 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection*, 38, 21-29. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.03.011>
- López-Villavicencio M, Jonot O, Coantic A, Hood ME, Enjalbert J, Giraud T, 2007. Multiple infections by the Anther Smut Pathogen are frequent and involve related strains. *PLOS Pathogens*, 3, e176.
- Luo C, Ma L, Zhu J, Guo Z, Dong K, Dong Y, 2021. Effects of nitrogen and intercropping on the occurrence of wheat powdery mildew and stripe rust and the relationship with crop yield. *Frontiers in Plant Sciences*, 12, 637393.
- Madden LV, Yang X, Wilson LL, 1996. Effects of rain intensity on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology*, 86(8), 864-874.
- Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, Laurans M, Makowski D, Ozier-Lafontaine H, *et al.*, 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 43-62.
- Merle I, Villarreyna-Acuña R, Ribeyre F, Roupsard O, Cilas C, Avelino J, 2022. Microclimate estimation under different coffee-based agroforestry systems using full-sun weather data and shade tree characteristics. *European Journal of Agronomy*, 132, 126396. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126396>
- Milgroom MG, Peever TL, 2003. Population biology of plant pathogens: the synthesis of plant disease epidemiology and population genetics. *Plant Disease*, 87 (6), 608-617.
- Mills DJ, Coffman CB, Teasdale JR, Everts KL, Anderson JD, 2002. Factors associated with foliar disease of staked fresh market tomatoes grown under differing bed strategies. *Plant Disease*, 86, 356-361.
- Mitchell CE, Tilman D, Groth JV, 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology*, 83, 1713-1726.
- Mouen Bedimo JA, Njayaoum I, Bieysse D, Ndoumbè Nkeng M, Cilas C, Nottoghem JL, 2008. Effect of shade on Arabica coffee berry disease development: toward an agroforestry system to reduce disease impact. *Phytopathology*, 98(12), 1320-1325. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-12-1320>
- Mundt CC, Leonard KJ, 1986. Effect of host genotype unit area on development of focal epidemics of bean rust and common maize rust in mixtures of resistant and susceptible plants. *Ecology and Epidemiology*, 76(9), 895-900.
- Mundt CC, 1989. Modelling disease increase in host mixtures. In: K J Leonard KJ, Fry WE, (eds), *Plant Disease Epidemiology, Vol. 2. Genetics Resistance and Management*. McGraw-Hill Publishing Co., New York, 150-181.
- Newton AC, 2016. Exploitation of diversity within crops-the key to disease tolerance? *Frontiers in Plant Sciences*, 7, 665. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00665>
- Ngugi HK, King SB, Holt J, Julian AM, 2001. Simultaneous temporal progress of sorghum anthracnose and leaf blight in crop mixtures with disparate patterns. *Phytopathology*, 91, 720-729.
- Ntahimpera N, Ellis MA, Wilson LL, Madden LV, 1998. Effects of a cover crop on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum* conidia. *Phytopathology*, 88(6), 536-543.

- Perfecto I, Rice RA, Greenberg R, Van der Voort MA, 1996. Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity: Shade coffee plantations can contain as much biodiversity as forest habitats, *BioScience*, 46(8) 598–608. <https://doi.org/10.2307/1312989>
- Plantegenest M, Le May C, Fabre F, 2007. Landscape epidemiology of plant diseases. *Journal of the Royal Society Interface*, 4, 963-972.
- Ratnadass A, Fernades P, Avelino J, Habib R, 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 32:273-303. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4>
- Ratnadass F, Avelino J, Fernandes P, Letourmy P, Babin R, Debert P, *et al.*, 2021. Synergies and tradeoffs in natural regulation of crop pests and diseases under plant species diversification. *Crop Protection*, 146, 1-15.
- Richard B, Jumel S, Rouault F, Tivoli B, 2012. Influence of plant stage and organ age on the receptivity of *Pisum sativum* to *Mycosphaerella pinodes*. *European Journal of Plant Pathology*, 132, 367-379.
- Root RB, 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*), *Ecology Monographs*, 43, 95-120.
- Sauvadet M, Lashermes G, Alavoine G, Recous S, Chauvat M, Maron P-A, Bertrand I, 2018. High carbon use efficiency and low priming effect promote soil C stabilization under reduced tillage. *Soil Biology and Biochemistry*, 123, 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.04.026>
- Sauvadet M, Van den Meersche K, Allinne C, Gay F, de Melo Virginio Filho E, *et al.*, 2019. Shade trees have higher impact on soil nutrient availability and food web in organic than conventional coffee agroforestry. *Science of The Total Environment*, 649, 1065-1074. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.291>
- Schoeny A, Jumel S, Rouault F, Lemarchand E, Tivoli B, 2010. Effect and underlying mechanisms of pea-cereal intercropping on the epidemic development of ascochyta blight. *European Journal of Plant Pathology*, 126 (3), 317-331.
- Staver C, Guharay F, Monterroso D, Muschler RG, 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforest Systems*, 53, 151-170. <https://doi.org/10.1023/A:1013372403359>
- Tollenaere C, Susi H, Laine AL, 2016. Evolutionary and epidemiological implications of multiple infection in plants. *Trends in Plant Science*, 21, 80-90.
- Trapero-Casas A, Kaiser WJ, 2009. Alternative hosts and plant tissues for the survival, sporulation and spread of the Ascochyta blight pathogen of chickpea. *European Journal of Plant Pathology*, 125, 573-587.
- Valdés-Gomes H, Gary C, Cartolaro P, Lolas-Caneó M, Calonnec A, 2011. Powdery mildew development is positively influenced by grapevine vegetative growth induced by different soil management strategies. *Crop Protection*, 30 (9), 1168-1177.
- Van Bruggen AHC, Finckh MR, 2016. Plant diseases and management approaches in organic farming systems. *Annual Review of Phytopathology*, 54, 1-30.
- Walters D, Bingham I, Avrova A, Burnett FJ, 2012. Control of foliar diseases in barley: towards an integrated approach. *European Journal of Plant Pathology*, 133, 33-73.
- Zhu J, Vos J, van der Werf W, van der Putten PE, Evers JB, 2014. Early competition shapes maize whole-plant development in mixed stands. *Journal of Experimental Botany*, 65, 641-653.
- Zhu S, Morel JB, 2019. Molecular mechanisms underlying microbial disease control in intercropping. *MPMI*, 32 (1), 20-24.